昆虫学报 Acta Entomologica Sinica，April 2003，46（2）：228－236 ISSN 0454-6296

综述 Review Articles

寄生蜂成虫在寄主搜索过程中的学习行为

刘树生，江丽辉，李月红
（浙江大学应用昆虫学研究所，杭州 310029）

摘要：综述了寄生蜂寄主搜索过程中的学习行为的概念、过程、适应性意义及影响因子。学习是寄生蜂的一种普遍特征，但学习基本上只发生在成虫期，其中联系性学习是一个主要特征。学习可产生启动和嗜好性学习二种效应，在寄生蜂搜索寄主的各个步骤中发挥重要作用，使其在复杂多变的生存环境中可高效地识别和利用各种有用信息，提高搜索效率。学习的潜力及效应可依寄生蜂和寄主的食性专化程度、寄主的发育阶段、寄生蜂自身的生理状态及环境中刺激的性质等因子而变化。对寄生蜂学习行为的了解有助于发展对其行为调控的技术，提高寄生蜂对害虫控制的效能。

关键词：寄生蜂；寄主搜索；学习
中图分类号：Q969.54；Q968.9 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2003）02-0228-09

Learning in adult hymenopterous parasitoids during the process of host-foraging

LIU Shu-Sheng，JIANG Li-Hui，LI Yue-Hong（Institute of Applied Entomology，Zhejiang University，Hangzhou 310029，China）

Abstract：The present paper reviews the concepts，processes，adaptive value and relevant influencing factors of learning by hymenopterous parasitoids in the process of host foraging. Learning is a general feature in parasitoids that usually occurs in the adult stage of these insects. Learning is often characterized by associative learning. Two effects can result from learning：priming and preference learning，which play a significant role in all steps of host foraging，enabling these parasitoids to effectively recognize and utilize profitable cues in a complex and dynamic environment and thus increase their foraging efficiency. The potential and effects of learning vary with the degree of dietary specialization of the parasitoids and their hosts，the host stages attacked physiological status of the parasitoids and the features of the stimuli in the environment. Understanding learning by parasitoids can help the development of techniques for manipulating parasitoid behavior，and thereby increase the efficacy of parasitoids as biological control agents in insect pest management.

Key words：hymenopterous parasitoids；host foraging；learning

寄生蜂种类繁多，其中许多是害虫的重要天敌。由于寄生蜂与寄主昆虫的相互作用在个体水平上最终导致后者的死亡，而后者又是前者赖以生存的营养资源，故在自然界寄主与寄生蜂间一直进行着“躲避与搜索的游戏”，并对两者产生两种相互矛盾的选择压来促进两者进化上的竞赛：即寄主昆虫如何有效躲避，而寄生蜂如何提高搜索效率？寄生蜂发展成一个庞大的昆虫类群证明，其在应对寄主的各种隐藏和躲避特性上，已发展了各种有效的搜索策略，其中学习（learning）是这些策略的一个重要组成部分（Vet and Dicke，1992；Turlings *et al*.，1993；Vet *et al*.，1995；Vinson，1998）。在已进行的有关试验研究的约 30 种寄生蜂中，除个别种外（Potting *et al*.，1997），都表现出对有用信号的学习能力，表明学习在寄生蜂中是一种普遍特征。Lewis 等人在对红足侧沟茧蜂 *Microplotis croceipes* 的观察中发现，该蜂可对与食物、寄主相关的两类气味进行学习，然后可依据生理需求，即饥饿状况和产卵要求两者间的相对强度，选择性地利用已学习到的信息，来决定对哪些气味首先做出反应，其学习能力几乎可与蜜蜂甚至老鼠媲美（Lewis and Takasu，1990；Takasu and Lewis，1993；Lewis *et al*.，1998）。

我国有关寄生蜂搜索行为的基础研究工作不多

基金项目：国家自然科学基金重点资助项目（39930120）。
作者简介：刘树生，男，1955 年 6 月生，教授，从事昆虫生态学和害虫综合治理研究，E-mail：shshliu@zju.edu.cn
收稿日期 Received：2002-09-09；接受日期 Accepted：2003-01-09

（侯照远等，1997），其中有关学习的研究则刚起步。鉴于这一现状，本文根据前人研究和我们的研究结果，首先简述学习的一些基本概念，然后较详细地阐述学习的基本过程和特性，接着对学习的适应性价值、影响因子进行综述，最后简要讨论今后的研究趋势，旨在为促进我国相关研究提供参考。

1 基本概念

（1）学习：指通过经历导致的且可循环发生或可逆的行为变化。学习所导致的行为反应可因学习效果的遗忘而被遗弃，也可因新经历的作用而改变，这是学习现象区别于内在行为反应的基本点（Papaj and Prokopy，1989；Vet and Dicke，1992；Vet *et al*.，1995）。

（2）刺激：指能够引起昆虫行为反应的外界因子，包括化学刺激（如植物和昆虫的挥发物）和物理刺激（如植物和昆虫的色泽、形状等）。从昆虫的感受方式，可将刺激分为嗅觉、视觉、触觉和味觉因子。大量证据表明，昆虫对上述四种不同感受方式的刺激均有学习能力（Papaj and Prokopy，1989）。寄生蜂主要是通过嗅觉和视觉搜索寄主，它们在嗅觉和视觉上都表现出很强的学习能力，但至今的研究主要集中在嗅觉上。

（3）非条件性刺激和条件性刺激：非条件性刺激（unconditioned stimulus）是指内禀能力可识别的刺激。寄生蜂对这些刺激的反应不需环境中其它因子的提示。这类刺激主要是寄主源物质，如寄主的身体、粪便、蜕等。条件性刺激（conditioned stimulus）是指需要其它刺激相伴或提示才能引起行为反应的刺激，如寄主植物及其挥发物等。

（4）联系性学习：联系性学习（associative learning）指通过经历在两种刺激之间建立联系、并将这种联系用于寄主搜索的现象（Turlings *et al*.，1993；Vet *et al*.，1995）。寄生蜂搜索过程中在一微栖境中同时经历非条件性刺激和条件性刺激后，通常可将前者与后者联系起来，随后将条件性刺激作为搜索寄主的信号，这已在许多寄生蜂中得到证实，如红足侧沟茧蜂 *M. croceipes*（Lewis and Tumlinson，1988；Lewis *et al*.，1991；Eller *et al*.，1992）、隆脊瘿蜂 *Leptopilina hecterotoma*（Vet and Groenewold，1991）、离潜蝇茧蜂 *Opius dissitus*（Petitt *et al*.，1992）、仓蛾姬蜂 *Venturia canescens*（Authur，1971）、具瘤爱姬蜂 *Exeristes roborator*（Wardle and Borden，1989）、印巴黄蚜小蜂 *Aphytis melinus*（Morgan and Hare，1998）、茧蜂 *Cotesia kariyai*（Fukushima *et al*.，2001）、网皱革腹茧蜂 *Ascogaster reticulatus*（Honda and Kainoh，1998）、无网长管蚜茧蜂 *Aphidius ervi*（Du *et al*.，1997）、蚜茧蜂 *Aphidius colemani*（Grasswitz，1998）、聚集盘绒茧蜂 *Cotesia congregata*（Kester and Barbosa，1991，1992）等。在联系性学习的过程中，对非条件性刺激的具体要求常依蜂种及条件性刺激的性质而异，有时只需有寄主源物质就可导致明显的联系效应，而有时雌蜂则必须有在寄主上产卵寄生的经历才能产生明显的联系效应（Turlings *et al*.，1993，Vet *et al*.，1995）。实验还表明，即使是将通常与寄主毫无联系的新颖气味与寄主或寄主源物质混合在一起让雌蜂经历，许多寄生蜂也可把二者联系起来，随后对所经历的新颖气味表现出明显的行为反应和嗜好，如姬蜂 *Itoplectis conquisitor*（Arthur，1971）、喜蜜茧蜂 *Bracon mellitor*（Vinson *et al*.，1977）、具瘤爱姬蜂 *E. roborator*（Wardle and Borden，1991）、野蚕黑瘤姬蜂 *Pimpla luctuosa*（Iizuka and Takasu，1998）等。上述研究表明，寄生蜂主要通过联系性学习来不断调整其对各种刺激的反应，提高搜索效率。

2 基本过程和特征

2.1 能够学习的发育阶段

2.1.1 幼期经历的作用：Hopkins（1917）报道，黑山大小蠹 *Dendroctonus monticolae* 的成虫当羽化后处在有多种松树的环境中，趋向于选择其幼期发育所取食栖息的树种，并推论，出现这一现象的可能机制是：对于内翅类昆虫，幼虫的化学经历通过蛹期传递到成虫，并影响成虫对化学物的反应。这一推论后被称作"Hopkins 寄主选择原理"。随后陆续的一些观察表明，这种幼期发育所在的寄主可影响成虫行为的现象在昆虫中广泛存在，其中包括寄生蜂。例如，仓蛾姬蜂 *V. canescens* 寄生于自然寄主地中海粉斑螟 *Ephestia kühniella* 幼虫发育出来的雌蜂，在地中海粉螟和非自然寄主小蜡螟 *Meliphora grisella* 两种寄主幼虫的气味之间，表现出对前者强烈的嗜好；而寄生于小蜡螟幼虫发育出来的雌蜂，对后者气味的嗜好程度则显著提高，虽然它们对前者气味的嗜好程度仍比对后者的要高（Thorpe and Jones，1937）。但是，对于导致这种 Hopkins 寄主选择现象的化学和行为学机制直到近 20 年来才有了

深入了解。

Corbet（1985）对有关的试验证据进行综合分析，指出以往的大多数研究未能区别2种不同的途径：（1）幼虫微栖境的化学信息物残存在其蛹壳内外，成虫羽化后首先即接触这些由幼虫栖境遗赠的化学信号，这种短暂经历对其随后的行为产生影响；（2）幼期阶段所取食和接触的物质影响其神经发育进而影响到成虫的行为。Corbet（1985）发现几个较为细致的试验研究表明，成虫羽化后所表现出的寄主选择行为均主要或完全是第一种途径的作用，即以往Hopkins（1917）及其它学者所推论的幼虫期学习实际上是成虫早期的学习（early adult learning），并据此将上述第1种途径称之谓“化学遗赠假说（chemical legacy hypothesis）”。

寄生蜂在寄主体内或体外发育，与植食性昆虫相比其羽化过程可有明显不同。许多寄生蜂是在自做的茧中、或寄主的茧中、或寄主及寄主植物源物质形成的蛹室中化蛹，它们的羽化实际上包括从“蛹羽化为成虫”和“成虫钻出茧或蛹室”这样二个过程。在寄生蜂的生物学和行为学研究中，通常将羽化后尚未产卵寄生的雌蜂称为“无经历雌蜂（naive female）”，这种定义对于研究产卵寄生经历的作用时是可行的，但对于探讨寄生蜂与信息化合物的关系，这种定义则不甚准确且易引起误导。从昆虫发育过程讲，蛹羽化为成虫时，羽化过程即已完成，故寄生蜂钻出茧或蛹室的过程是发生在羽化为成虫之后，实际上是成虫期早期的活动，而在这一过程中它们往往已与寄主或寄主植物源物质接触，已经历了所谓的“羽化条件作用（emergence conditioning）”（Storeck *et al*.，2000），故已不再是“无经历雌蜂”。

自从Corbet（1985）提出“化学遗赠假说”后，许多学者都根据上述寄生蜂羽化过程的特点设计了巧妙的试验来精确确定能够学习的发育阶段。基本方法是将一部分寄生蜂蛹挑离其结茧或化蛹的自然位置（一般为幼虫取食的寄主植物或饲料上），并剥离原来的茧或蛹室，使其羽化为成虫后不再经历咬破茧或蛹室的过程，也无接触寄主植物或饲料的机会，免去了“羽化条件作用”，然后对这些未经历“羽化条件作用”的雌蜂与正常羽化（即经历“羽化条件作用”）雌蜂的行为反应进行比较。观察过的寄生蜂包括毁侧沟茧蜂 *Microplitis demolitor*（Hérard *et al*.，1988）、金小蜂 *Dinarmus basalis*（Caubet and Jaisson，1991；Monge and Cortesero，1996）、旋小蜂 *Eupelmus vuilleti*（Cortesero and Monge，1994；Monge and Cortesero，1996）、多种蚜茧蜂 *Aphidius* spp.（Wickremasinghe and van Emden，1992；van Emden *et al*.，1996；Storeck *et al*.，2000）等。在所有这些寄生蜂中，在自然位置正常羽化的雌蜂都对其幼期寄主所在的植物源气味表现出强烈的行为反应和明显的嗜好，这与以往的许多报道一致，但离开茧或蛹室羽化的雌蜂就不再对幼期寄主所在的植物源气味表现出嗜好，一致表明寄生蜂成虫之前的经历对成虫行为几乎没有直接影响，而成虫早期所经历的“羽化条件作用”可显著影响成蜂的寄主搜索和选择行为。

在少数寄生蜂中，不仅是幼期经历而且羽化经历对成蜂的行为反应也无显著影响，如红足侧沟茧蜂 *M*. *croceipes*（Mueller，1983）、齿唇姬蜂 *Campoletis sonorensis*（McAuslane *et al*.，1990）、赤眼蜂 *Trichogramma* nr. *brassicae*（Bjorksten and Hoffmann，1995）、粉蝶盘绒茧蜂 *Cotesia glomerata*（Geervliet *et al*.，1998）等。

值得指出的是，虽然寄生蜂幼期的寄主及寄主植物主要通过“羽化条件作用”影响成虫行为，但幼期寄主所处的栖境往往确定了成虫羽化过程及刚羽化时所处的微生境，并通过“化学遗赠”决定了成虫早期首先将接触的物质，从而间接影响成虫的行为，并导致广泛存在的Hopkins寄主选择现象。只是产生这种影响的过程是发生在成虫早期，而不是成虫期之前。

2.1.2 成虫期经历的作用：从上节内容可见，“羽化条件作用”一般可显著影响成虫的行为反应。与此相似，成蜂正常羽化后的经历对其行为反应也可产生明显影响，且往往作用更强。例如，分别以甜菜或俄罗斯蓟草上的叶蝉卵作寄主饲养叶蝉缨小蜂 *Anagrus nigriventris* 时，寄生甜菜上叶蝉卵羽化出来的雌蜂在两种寄主植物的气味之间，显著地趋向于甜菜，这是上述的“羽化条件作用”所致，但寄生蓟草上叶蝉卵羽化出来的雌蜂则对二种植物气味无选择性；然而，当让蓟草上羽化出来的缨小蜂 *A*. *nigriventris* 在甜菜上有一次产卵寄生叶蝉卵的经历后，即表现出对甜菜气味的明显嗜好（Honda and Walker，1996）。我们近年来对菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia plutellae* 的观察表明，寄生于萝卜上小菜蛾 *Plutella xylostella* 幼虫羽化出来的蜂，在大白菜和结球甘蓝二种植物气味之间，明显地选择大白菜，对大白菜上小菜蛾幼虫的寄生率也明显较在结球甘蓝上要

高；然而，当雌蜂羽化后让其在结球甘蓝上有一次产卵寄生的经历后，即表现出对结球甘蓝气味的嗜好（Liu and Jiang，2003）。事实上，类似的现象在上述“联系性学习”一节中所列举的十几种蜂中都观察到。值得注意的是，即使是对“羽化条件作用”反应微弱的寄生蜂，羽化后也表现出很强的学习能力，如红足侧沟茧蜂 *M. croceipes*（Lewis and Tumlinson，1988；Lewis *et al.*，1991；Eller *et al.*，1992）、齿唇姬蜂 *C. sonorensis*（McAuslane *et al.*，1991）、赤眼蜂 *T.* nr. *brassicae*（Bjorksten and Hoffmann，1998a，b）等。

2.2　经历的两类效应：启动和嗜好性学习

经历所产生的效应是多方面的，且在不同蜂种之间表现各异，但可将这些效应归纳二类，即启动（priming）和嗜好性学习（preference learning）（Vet and Dicke，1992；Turlings *et al.*，1993）。所谓启动，是指经历使得雌蜂对与寄主搜索相关的刺激反应更强。例如，红足侧沟茧蜂 *M. croceipes* 在有了产卵于寄主幼虫的经历后，对寄主粪便的反应增强（Eller *et al.*，1992）。缘腹盘绒茧蜂 *Cotesia marginiventris*、齿唇姬蜂 *C. sonorensis* 在与寄主源物质接触后，对寄主植物气味的反应增强（Turlings *et al.*，1989；McAuslane *et al.*，1991）。而所谓的嗜好性学习，则是指经历使得雌蜂对所经历的特定信号的反应增加、嗜好性提高。如缘腹盘绒茧蜂 *C. marginiventris*（Turlings *et al.*，1989）、金小蜂 *D. basalis*（Caubet and Jaisson，1991）、红足侧沟茧蜂 *M. croceipes*（Eller *et al.*，1992）、茧蜂 *C. kariyai*（Fujiwara *et al.*，2000）、蚜茧蜂 *A. colemani*（Storeck *et al.*，2000）、菜蛾盘绒茧蜂 *C. plutellae*（Liu and Jiang，2003）等，在羽化后经历一种寄主植物的气味后，对所经历气味的嗜好性都显著提高。

在许多情况下，经历可同时产生启动和嗜好性学习二种效应，只是往往其中一种效应更明显而已。例如，在粉蝶盘绒茧蜂 *C. glomerata* 中，寄生于孢子甘蓝上大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 幼虫羽化出来的雌蜂，让其在旱金莲上产卵于 3 头大菜粉蝶幼虫后，随后的第 1～5 天对寄主-寄主植物复合体的反应都较无产卵经历雌蜂的显著要强，即表现出明显的启动效应，同时在第 1～2 天表现出对旱金莲气味的嗜好，即嗜好性学习效应，第 3 天对两种植物气味的反应相似，而第 4～5 天又恢复了对孢子甘蓝气味的嗜好——即刚羽化时的内在嗜好（Geervliet *et al.*，1998）。在这一特定情况下，嗜好性学习效应比启动效应消逝速率更快。

2.3　学习与刺激类型的关系

Vet 等（1990）提出一个寄生蜂对不同刺激内在行为反应的潜力及其与学习的关系模型。依据这一模型，寄生蜂对非条件性刺激的内在反应潜力大、种群内个体间反应的变异程度低，无需学习或学习效应不明显；而对条件性刺激的内在反应潜力相对较低，个体间反应变异大，学习的潜力、效应明显，且内在反应潜力越低的刺激，对其学习的效应就越明显；另外，对于无内在反应的刺激，通过联系性学习也可产生反应。这一模型所描述的现象已在多种寄生蜂中得到证实，如菜少脉蚜茧蜂 *Diaeretiella rapae*、几种隆脊瘿蜂 *Leptopilina* spp. 等（Sheeha and Shelton，1989；Poolman Simons *et al.*，1992；Vet *et al.*，1995）。

2.4　学习效果的可塑性

学习效果的可塑性主要表现为可依经历次数增加而增强、随时间延长而遗忘、及因无偿或不利的经历而遗弃等现象。例如，红足侧沟茧蜂 *M. croceipes*、网皱革腹茧蜂 *A. reticulatus* 需要对特定的寄主-寄主植物复合体二次以上的飞行定位及产卵寄生经历，才能对所经历的植物气味表现出明显嗜好，且这种效应随经历次数增加而增强（Eller *et al.*，1992；Honda *et al.*，1998）。当让隆脊瘿蜂 *Leptopilina boulardi* 获取在甜菜或苹果饲养的寄主上搜索产卵的经历后，其对所经历气味的接受程度及在相应微栖境内的停留时间随着经历的次数增加而上升（Poolman Simons *et al.*，1992）。这实际上是有偿经历对学习效应的巩固和加强，是一种普遍存在的现象（Vet *et al.*，1995）。当缺乏重复刺激，学习的效应会逐步消逝，具体保留时间在一些蜂中仅 1～2 天，如菜少脉蚜茧蜂 *D. rapae*（Sheeha and Shelton，1989）、几种隆脊瘿蜂 *Leptopilina* spp.（Poolman Simons *et al.*，1992；Papaj and Vet，1990）、茧蜂 *C. kariyai*（Fujiwara *et al.*，2000；Fukushima *et al.*，2001）等；而在另一些蜂中保留时间较长，可达 6～7 天，如聚集盘绒茧蜂 *C. congregata*（Kester and Barbosa，1991）、旋小蜂 *E. vuilleti*（Cortesero *et al.*，1995）、野蚕黑瘤姬蜂 *P. luctuosa*（Iizuka and Takasu，1998）等。而找不到寄主或食物的无偿经历常会使学习的效应迅速消逝（Papaj *et al.*，1994；Takasu and Lewis，1996；Iizuka and Takasu，1998；Honda *et al.*，1999）；但再次给予原来的

经历后，则又可重新表现出学习后的反应（Honda *et al*.，1999）。

3 学习在寄主搜索过程中的作用

3.1 学习可影响的搜索步骤

寄生蜂对寄主的搜索过程可分为寄主群落定位-寄主微生境定位-微生境接受-寄主定位-寄主接受等5个步骤。Vet 等（1995）认为，学习在前三步中起重要作用，因为这几步的完成主要依赖对植物化学和物理信号的感受，雌蜂一般需通过联系性学习来利用这些信息，而后二步往往主要是通过对来自寄主的非条件性刺激的感受来完成，学习在其中的作用相对较弱。但是，无论是多寄主还是单寄主寄生蜂，其适宜的寄主往往与不适宜的寄主同时存在于一个微栖境中，不同植食性昆虫释放的利它素各异，学习则有助于它们区别不同的利它素，提高寄主定位及寄主检验和接受的效率（Vet *et al*.，1995；Vinson，1998；van Baaren and Boivin，1998）。另外，在后二步中，触觉往往起重要作用，而寄生蜂在触觉方面也有学习能力（Turlings *et al*.，1990a）。

3.2 学习有助于应对复杂多变的搜索环境

寄生蜂羽化后，面对的常是复杂多变的环境，它们必须高效的利用各种信号，尽快找到合适寄主，以繁衍后代。寄主植物源物质是寄生蜂搜索过程中利用的一类主要信号，其中由寄主昆虫取食诱导的挥发物尤为重要（Turlings *et al*.，1990b；Vet and Dicke，1992）。但这些信号往往是复杂和多变的。以昆虫取食诱导的植物挥发物为例，同一昆虫取食不同植物，各种植物释放的挥发物不一；一种植物被不同昆虫取食，其释放的挥发物不一；即使是同一昆虫取食一种植物的不同部分，释放的挥发物也可明显不同（Turlings *et al*.，1993）。因此，一种寄生蜂在不同代别之间所处的环境是多变的，指示寄主位置及适合性的信号可明显不同。但是，对于任一雌蜂，在其有限生命内可利用的有用信息是有限的，学习则有助于其在大量的信息中区分和利用有价值的信息，随时依寄主质量和丰度的变化调整行为反应，这已被大量的试验所证实（Vet *et al*.，1995）。事实上，寄生蜂往往可有效辨别植物不同挥发物间的细微差异。例如，烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 在棉花、烟草、玉米上取食可诱导每种植物产生不同的挥发物，且每种植物的挥发物又可与美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 取食诱导的不同，而黑头折脉茧蜂 *Cardiochiles nigriceps* 在面对任一植物时，都可将由其寄主烟芽夜蛾取食诱导的挥发物与非寄主取食诱导的区分开来，只对前者产生积极的行为反应（De Moraes *et al*.，1998）。Vinson（1998）还推论，学习的一个重要适应性价值是，寄生蜂无需付出改变遗传组成的代价而可在搜索中有效地利用各种新信号。

3.3 可测性-可靠性范式及其局限性

许多学者推测，在与寄主有关的各种信号间，它们的可测性和可靠性往往成负相关，由此提出了所谓的“可靠性-可测性困境（The reliability-delectability dilemma）”，并推论，学习，尤其是联系性学习，是应对这一困境的有效策略（Vet and Dicke，1992；Vet *et al*.，1995）。这一范式可以较好地解释寄生蜂搜索的一些过程。例如，与寄主源信号相比，寄主植物被寄主取食诱导产生的挥发物可测性高，但可靠性略低，寄生蜂往往通过联系性学习，可对后者迅速反应并定位寄主所在的栖境，然后依据前者定位寄主。但是，若将这一范式作为解释学习的适应性价值的一个通用模式，则有些以偏概全。这是因为若全面考虑与寄生蜂搜索相关的各类信号，则上述“可测性与可靠性成负相关”这一基本依据并不成立。例如，与健康植物的相比，寄主植物受寄主昆虫取食诱导产生的挥发物，可测性、可靠性都较高；卵寄生蜂的寄主成虫所产生的性信息素等，对于寄生蜂来说，都是可测性和可靠性均高的信号（Vinson，1998）。

3.4 学习可以提高搜索效率

试验证明，寄生蜂通过学习可以显著提高其对寄主的搜索效率，提高寄生率。Papaj 和 Vet（1990）测试了学习对隆脊瘿蜂 *L*. *helerotoma* 在林间搜索果蝇 *Drosophila* spp. 幼虫的过程中行为的影响，发现学习至少表现出三种效应：（1）搜索到寄主的概率提高；（2）搜索到寄主的速度更快；（3）在不同的微栖境之间，更易搜索到已经历过的微栖境。当寄生于果蝇卵的茧蜂 *Biosteres arisanus* 羽化后给予其适当的经历，在室内可显著提高寄生卵量和子代数（Dukas and Duan，2000）。当把人工饲养的蚜茧蜂 *A*. *colemani* 在释放前给予15分钟的适当经历后，可显著提高它们释放到温室中对青椒上桃蚜 *Myzus persicae* 的寄生率（Grasswitz，1998）。同样，人工大量饲养的印巴黄蚜小蜂 *A*. *melinus*，羽化后让其与一种人工合成的寄主利它素接触，可显

著提高它们释放到田间后对加州红圆蚧 *Aonidiella aurantii* 的寄生能力（Hare *et al*.，1997）。

4 影响因子

学习是一种复杂的生理和行为过程，影响因子众多，其中最直接的因子当属刺激本身的性质，这在“学习与刺激类型的关系”一节中已涉及到。这里仅就食性专化程度、寄主发育阶段及寄生蜂生理状态进行综述。

4.1 食性专化程度

早期一般推论，食性越广的昆虫，面临的栖境就越复杂，其行为可塑性必定较大，则其学习的能力也就更强。但是，无论是植食性昆虫，还是寄生蜂，至今支持这一推论的试验证据并不多（Papaj and Prokopy，1989；Vet and Dicke，1992；Vet *et al*.，1995）。事实上，许多食性高度专化的昆虫也表现出很强的学习能力（Papaj and Prokopy，1989；Vet *et al*.，1995）。Vet 和 Dicke（1992）及 Vet 等（1995）强调，在探讨寄生蜂食性专化程度与学习之间的关系时，必须从寄生蜂-寄主-寄主植物三营养级关系进行综合考虑。他们据此将食性专化程度归纳为 4 种范式：

（1）寄生蜂、寄主昆虫的食性专化程度都很高；

（2）寄生蜂食性广，但所有寄主食性专化程度高且都取食相同的一或几种植物；

（3）寄生蜂食性专化，但寄主昆虫的寄主植物范围广；

（4）寄生蜂、寄主昆虫两者食性都很广。

他们从进化的角度推论，第（1）、（4）范式中的寄生蜂学习能力弱，第（2）种范式中寄生蜂对不同寄主的利它素应有较强的学习能力，而第（3）种范式中寄生蜂对寄主植物的信号应有很强的学习能力。这一模式为探讨寄生蜂食性专化程度与其学习能力的关系提供了一个较好的理论框架，现已有一些试验证据支持这一模式。例如，红足侧沟茧蜂 *M. croceipes* 只寄生美洲棉铃虫 *H. zea*，茧蜂 *C. kariyai* 只寄生普通粘虫 *Mythimna separata*，它们的食性都高度专化，但它们的寄主昆虫的食性广，而这两种蜂已被详细证明对寄主植物气味有很强的学习能力（Lewis and Tumlinson，1988，Lewis *et al*.，1991；Eller *et al*.，1992；Fujiwara *et al*.，2000；Fukushima *et al*.，2001，2002）。菜蛾盘绒茧蜂 *C. plutellae* 是小菜蛾 *P. xylostella* 的专性寄生蜂，但小菜蛾的寄主植物至少包括十字花科中 20 余属的近 80 种植物，观察表明，该蜂对寄主植物气味有很强的学习能力（Liu and Jiang，2003）。

虽然可以举出一些支持上述模式的例证，但利用目前已积累的研究案例尚难以对这一模式的代表性进行综合分析，主要是因为不同种之间除食性专化程度的差异外，其它许多特征也不同，难以就食性专化程度与学习的关系进行种间的相互比较。已有学者试图通过对寄主专化程度不一的近缘种的学习行为进行比较来探讨上述问题，但结果不一。例如，Poolman Simons 等（1992）对三种食性专化程度不一的隆脊瘿蜂 *Leptopilina* spp. 进行了比较观察，发现它们都具有很强的学习能力，只是学习过程的细节在种间不一。Geervliet 等（1998）通过比较发现，在第二、三营养层食性较广的粉蝶盘绒茧蜂 *C. glomerata* 与在这两营养层食性较专的粉蝶微红绒茧蜂 *C. rubecula* 相比，对寄主及寄主植物气味的学习能力都明显要强。

4.2 寄主所处的发育阶段

Vet 等（1995）通过综合分析卵、幼虫、蛹寄生蜂在寄主搜索过程中的基本特性和影响因子，推论幼虫寄生蜂在寄主搜索过程中需要感觉的信号类别多、变异大，需要决策的步骤也较多，故学习能力最发达，尤其是对植物气味的学习，蛹寄生蜂次之，且主要是对寄主气味的学习，而卵寄生蜂学习能力则最弱。至今的研究案例基本支持这一观点。不过，近年的研究表明，在一些卵寄生蜂（如赤眼蜂）中，雌蜂对寄主及寄主植物源物质也有明显的学习能力，且这种能力可显著提高搜索效率（Bjorksten and Hoffmann，1995，1998a，1998b）。

4.3 寄生蜂生理状态

雌蜂的年龄、交配与否、怀卵量与产卵需求、饥饿状态等都可影响学习的过程和效果，但具体影响则依蜂种而异。具瘤爱姬蜂 *E. roborator* 的学习能力刚羽化时最强，随年龄增大而下降（Wardle and Borden，1985），而网皱革腹茧蜂 *A. reticulatus* 羽化当天学习能力不强，随后的第 1～13 天都表现出较强且稳定的学习能力（Honda and Kainoh，1998）。在隆脊瘿蜂 *Leptopilina* spp. 中，交配和产卵经历可使其对所经过的气味反应更灵敏（Perez－Maluf *et al*.，1998）。在野蚕黑瘤姬蜂 *P. luctuosa* 中，怀卵量的下降使雌蜂对所经历气味的反应下降（Iizuka and Takasu，1998）。在红足侧沟茧蜂 *M.*

*croceipes*中，雌蜂对食物的渴望程度可影响其对寄主搜索信号的学习及利用（Lewis *et al*.，1998）。

5 结语

从上述内容可见，有关寄生蜂学习行为的研究近20年来已取得长足进展。不仅在学习的基本过程、影响因子等方面获得了大量新的基础知识，而且给人为调控寄生蜂的搜索行为，更好地发挥其在害虫生物防治中的作用展示了诱人的前景。但是也应看到，在许多方面，如学习与刺激类型的关系、食性专化程度与学习能力的关系、学习的适应性意义等，已有的知识还是零散和不足的，难以深究其中的普遍规律；而有关寄生蜂学习的神经生理过程及其分子生物学机理，则还基本上是空白。例如，各种不同的信息是由哪些部位的哪些感受器感受的？哪些信息是储存在中枢神经、哪些是储存在末梢神经网内？神经系统是如何对不同类别的信息进行综合处理并控制其利用的？毫无疑问，对这些问题的探索将有助于深入了解寄生蜂学习行为的真谛和奥秘。

可以肯定，寄生蜂的学习行为将继续是一个引人注意的研究领域。一方面，研究的对象种及有关特性的范围应进一步扩大。至今所研究过的不过约30种，且绝大部分是幼虫寄生蜂，真正观察细致和系统的只有5～6种，因此有必要增加研究对象，尤其是卵和蛹寄生蜂，而在卵和蛹寄生蜂中，除嗅觉和视觉方面的学习外，还应充分注意触觉方面的学习行为。另一方面，必须充分利用现代神经电生理、化学分析和分子生物学研究的工具和方法，深入探索学习的生理、生化和分子生物学机理。同时，应利用已有的知识积极开展寄生蜂搜索行为的调控试验，探讨和发展提高其控害作用的调控方法，以充分发挥寄生蜂在害虫生物防治中的作用。

参 考 文 献 （References）

Arthur A P，1971. Associative learning by *Nemeritis canescens* （Hymenoptera：Ichneumonidae. *Can. Entomol*.，103：1 137－1 141.

Bjorksten T A，Hoffmann A A，1995. Effects of pre-adult and adult experience on host acceptance in choice and non-choice tests in two strains of *Trichogramma*. *Entomol. Exp. Appl*.，76：49－58.

Bjorksten T A，Hoffmann A A，1998a. Persistence of experience effects in the parasitoid *Trichogramma* nr. *brassicae*. *Ecol. Entomol*.，23：110－117.

Bjorksten T A，Hoffmann A A，1998b. Plant cues influence searching behaviour and parasitism in the egg parasitoid *Trichogramma* nr. *brassicae*. *Ecol. Entomol*.，23：355－362.

Caubet Y，Jaisson P，1991. A post-eclosion early learning involved in host recognition by *Dinarmus basalis* Rondani（Hymenoptera：Pteromalidae）. *Anim. Behav*.，42：977－980.

Corbet S A，1985. Insect chemosensory responses：a chemical legacy hypothesis. *Ecol. Entomol*.，10：143－153.

Cortesero A M，Monge J P，1994. Influence of pre-emergence experience on response to host and host plant odours in the larval parasitoid *Eupelmus vuilleti*. *Ent. Exp. Appl*.，72：281－288.

Cortesero A M，Monge J P，Huignard J，1995. Influence of two successive learning processes on the response of *Eupelmus vuilleti* Crw（Hymenoptera：Eupelmidae）to volatile stimuli from hosts and host plants. *J. Insect Behav*.，8：751－762.

De Moraes C M，Lewis W J，Paré P W，Alborn H T，Tumlinson J H，1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*，393：570－573.

Du Y J，Poppy G M，Powell W，Wadhams L J，1997. Chemically mediated associative learning in the host foraging behavior of the aphid parasitoid *Aphidius ervi*（Hymenoptera：Braconidae）. *J. Insect Behav*.，10：509－522.

Dukas R，Duan J J，2000. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behav. Ecol*.，11：536－543.

Eller F J，Tumlinson J H，Lewis W J，1992. Effect of host diet and preflight experience on the flight responses of *Microplitis croceipes*（Cresson）. *Physiol. Entomol*.，17：235－240.

Fujiwara C，Takabayashi J，Yano S，2000. Oviposition experience on a host-infested plant affects flight and antennal searching behavior of *Cotesia kariyai* toward the host-plant complex. *Ent. Exp. Appl*.，97：251－256.

Fukushima J，Kainoh Y，Honda H，Takabayashi J，2001. Learning of host-infested plant volatiles in the larval parasitoid *Cotesia kariyai*. *Ent. Exp. Appl*.，99：341－346.

Fukushima J，Kainoh Y，Honda H，Takabayashi J，2002. Learning of herbivore-induced and non-specific plant volatiles by a parasitoid，*Cotesia kariyai*. *J. Chem. Ecol*.，28：579－586.

Geervliet J B F，Ariëns S，Dicke M，Vet L E M，1998. Long-distance assessment of patch profitability through volatile infochemicals by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula*（Hymenoptera：Braconidae）. *Biol. Control*，11：113－121.

Grasswitz T R，1998. Effect of adult experience on the host-location behavior of the aphid parasitoid *Aphidius colemani* Viereck（Hymenoptera：Aphidiidae）. *Biol. Control*，12：177－181.

Hare J D，Morgan D J W，Nguyun T，1997. Increased parasitization of California red scale in the field after exposing its parasitoid，*Aphytis melinus*，to a synthetic kairomone. *Ent. Exp. Appl*.，82：73－81.

Hérard F，Keller M A，Lewis W J，Tumlinson J H，1988. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. Ⅳ. Influence of host diet on host-oriented flight chamber responses of *Microplitis demolitor* Wilkinson. *J. Chem. Ecol*.，14：1 597－1 606.

Honda T，Kainoh Y，1998. Age-related fecundity and learning ability of the egg-larval parasitoid *Ascogaster reticulatus* Watanabe（Hymenoptera：

Braconidae). *Biol. Control*, 13: 177－181.

Honda T, Kainoh, Y, Honda H, 1998. Enhancement of learned response to plant chemicals by the egg-larval parasitoid *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). *Appl. Ent. Zool.*, 33: 271－276.

Honda T, Kainoh, Y, Honda H, 1999. The persistence of a learned response in the egg-larval parasitoid *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). *Ent. Sci.*, 2: 335－340.

Honda J Y, Walker G P, 1996. Olfactory response of *Anagrus nigriventris* (Hym.: Mymaridae): effects of host plant chemical cues mediated by rearing and oviposition experience. *Entomophaga*, 41: 3－13.

Hopkins A D, 1917. Contribution to discussion. *J. Econ. Entomol.*, 10: 92－93.

Hou Z Y, Yan F S, 1997. Progress in the study on host selection behaviors of parastic wasps. *Acta Entomologica Sinica*, 40 (1): 94－107. [侯照远，严福顺，1997. 寄生蜂寄主选择行为研究进展. 昆虫学报，40 (1): 94－107.]

Iizuka T, Takasu K, 1998. Olfactory associative learning of the pupal parasitoid *Pimpla luctuosa* Smith (Hymenoptera: Ichneumonidae). *J. Insect Behav.*, 11: 743－760.

Kester K M, Barbosa P, 1991. Postemergence learning in the insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.*, 4: 727－742.

Kester K M, Barbosa P, 1992. Effects of postemergence experience on searching and landing responses of the insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), to plants. *J. Insect Behav.*, 5: 301－320.

Lewis W J, Takasu K, 1990. Use of learned odors by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. *Nature*, 348: 635－636.

Lewis W J, Tumlinson J H, 1988. Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. *Nature*, 331: 257－259.

Lewis W J, Tumlinson J H, Krasnoff S, 1991. Chemically mediated associative learning: an important function in the foraging behavior of *Microplitis croceipes* (Cresson). *J. Chem. Ecol.*, 17: 1 309－1 325.

Lewis W J, Stapel J O, Cortesero A M, Takasu K, 1998. Understanding how parasitoids balance food and host needs: Importance to biological control. *Biol. Control*, 11: 175－183.

Liu S S, Jiang L H, 2003. Differential parasitism of diamondback moth larvae by the parasitoid *Cotesia plutellae* on two host plant species. *Bull. Ent. Res.*, 93 (1): 65－72.

McAuslane H J, Vinson S B, Williams H J, 1990. Effect of host diet on flight behavior of the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *J. Entomol. Sci.*, 25: 562－570.

McAuslane H J, Vinson S B, Williams H J, 1991. Stimuli influencing host microhabitat location in the parasitoid *Campoletis sonorensis*. *Ent. Exp. Appl.*, 58: 267－277.

Monge J P, Cortesero A M, 1996. Tritrophic interactions among larval parasitoids, bruchids, and Leguminosae seeds: influence of pre- and post emergence learning on parasitoids' response to host and host-plant cues. *Ent. Exp. Appl.*, 80: 293－296.

Morgan D J W, Hare J D, 1998. Volatile cues used by the parasitoid, *Aphytis melinus*, for host location: California red scale revisited. *Ent. Exp. Appl.*, 88: 235－245.

Mueller T F, 1983. The effect of plants on the host relations of a specialist parasitoid of *Heliothis* larvae. *Ent. Exp. Appl.*, 34: 78－84.

Papaj D R, Prokopy R J, 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 34: 315－350.

Papaj D R, Snellen H, Swaans K, Vet L E M, 1994. Unrewarding experiences and their effect on foraging in the parasitic wasp *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae). *J. Insect Behav.*, 7: 465－481.

Papaj D R, Vet L E M, 1990. Odor learning and foraging success in the parasitoid, *Leptopilina heterotoma*. *J. Chem. Ecol.*, 16: 3 137－3 150.

Pérez-Maluf R, Kaiser L, 1998. Mating and oviposition experience influence odor learning in *Leptopilina boulardi* (Hymenoptera: Eucoilidae), a parasitoid of *Drosophila*. *Biol. Control*, 11; 154－159.

Petitt F L, Turlings T C J, Wolf S P, 1992. Adult experience modifies attraction of the leafminer parasitoid *Opius dissitus* Muesebeck to volatile semiochemicals. *J. Insect Behav.*, 5: 623－634.

Poolman Simons M T T, Suverkropp B P, Vet L E M, de Moed G, 1992. Comparison of learning in related generalist and specialist eucoilid parasitoids. *Ent. Exp. Appl.*, 64: 117－124.

Potting R P J, Otten H, Vet L E M, 1997. Absence of learning in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Anim. Behav.*, 53: 1 211－1 223.

Sheehan W, Shelton A M, 1989. The role of experience in plant foraging by the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae). *J. Insect Behav.*, 2: 743－759.

Storeck A, Poppy G M, van Emden H F, Powell W, 2000. The role of plant chemical cues in determining host preference in the generalist aphid parasitoid *Aphidius colemani*. *Ent. Exp. Appl.*, 97: 41－46.

Takasu K, Lewis W J, 1993. Host- and food-foraging of the parasitoid *Microplitis croceipes*: learning and physiological state effects. *Biol. Control*, 3 (1): 70－74.

Takasu K, Lewis W J, 1996. The role of learning in adult food location by the larval parasitoid, *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.*, 9: 265－281.

Thorpe W H, Jones F G W, 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 124: 56－81.

Turlings T C J, Scheepmaker J W A, Vet L E M, Tumlinson J H, Lewis W J, 1990a. How contact foraging experiences affect preferences for host-related odors in the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *J. Chem. Ecol.*, 16: 1 577－1 589.

Turlings T C J, Tumlinson J H, Lewis W J, 1990b. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1 251－1 253.

Turlings T C J, Tumlinson J H, Lewis W J, Vet L E M, 1989. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. Ⅷ. Learning of host-related odors induced by a brief contact experience with host by-products in *Cotesia marginiventris* (Cresson), a generalist larval parasitoid. *J. Insect Behav.*, 2: 217－225.

Turlings T C J, Wäckers F L, Vet L E M, Lewis W J, Tumlinson J H, 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In: Papaj D R, Lewis A C eds. Insect Learning: Ecological and Evolution-

ary Aspects. New York: Chapman & Hall. 51 – 78.

van Baaren J, Boivin G, 1998. Learning affects host discrimination behavior in a parasitoid wasp. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 42 (1): 9 – 16.

van Emden H F, Sponagl B, Wagner E, Baker T, Ganguly S, Douloumpaka S, 1996. Hopkins' 'host selection principle', another nail in its coffin. *Physiol. Entomol.*, 21: 325 – 328.

Vet L M E, Dicke M, 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 141 – 172.

Vet L E M, Groenewold A W, 1991. Semiochemicals and learning in parasitoids. *J. Chem. Ecol.*, 16: 3 119 – 3 135.

Vet L E M, Lewis W J, Cardé R T, 1995. Parasitoid foraging and learning. In: Cardé R T ed. Chemical Ecology of Insects 2. Chapman and Hall. 65 – 101.

Vet L E M, Lewis W J, Papaj D R, van Lenteren J C, 1990. A variable-response model for parasitoid foraging behavior. *J. Insect Behav.*, 3: 471 – 490.

Vinson S B, 1998. The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biol. Control*, 11: 79 – 96.

Vinson S B, Barfield C S, Henson R D, 1977. Oviposition behavior of *Bracon mellitor*, a parasitoid of the boll weevil (*Anthonomus grandis*). Ⅱ. Associative learning. *Physiol. Entomol.*, 2: 157 – 164.

Wardle A R, Borden J H, 1985. Age-dependent associative learning by *Exeristes roborator* (F.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Can. Ent.*, 117: 605 – 616.

Wardle A R, Borden J H, 1989. Learning of an olfactory stimulus associated with a host microhabitat by *Exeristes roborator*. *Ent. Exp. Appl.*, 52: 271 – 279.

Wardle A R, Borden J H, 1991. Effect of prior experience on the response of *Exeristes roborator* (Hymenoptera: Ichneumonidae) to a natural host and microhabitat in a seminatural environment. *Environ. Entomol.*, 20 (3): 889 – 898.

Wickremasinghe M G V, van Emden H F, 1992. Reactions of adult female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosphi*, to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. *Physiol. Entomol.*, 17: 297 – 304.